

Étude morpho-anatomique de *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels (Filicinée Leptosporangiée)

P. NICOLAS

Résumé : Le rhizome rampant de *Coniogramme japonica* est dépourvu de ramification de type classique. Les frondes ont une disposition spiralée et les racines une position quelconque. La ramification résulte d'une modification fonctionnelle de la région apicale d'une jeune racine, attestée par l'évolution de la vascularisation qui passe de la symétrie bilatérale à la symétrie axiale représentée par une solénostèle. L'axe raméal ainsi formé est semblable à celui de la jeune plantule issue de spore.

Summary : The creeping rhizome of *Coniogramme japonica* shows no axillary branching of the classical type. Fronds are borne spirally and roots haphazardly. Branching results from the transformation of the apical zone of the young root, this is witnessed by anatomical changes from bilateral to radial symmetry in the form of a solenostele. The branch thus formed is similar to the young sporophytic plantlet.

Pierre Nicolas, Laboratoire de Cytologie Végétale, Cytotaxinomie et Ptéridologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

La position systématique de ce genre, comme celle du genre *Hemionitis* (NICOLAS, 1983), est vue différemment selon les auteurs. C'est ainsi que CRABBE, JERMY & MICKEL (1975) placent *Coniogramme* dans les *Adiantaceæ* et plus particulièrement parmi les *Adiantoideæ*, alors que PICHI-SERMOLLI (1977) range le genre *Coniogramme* — tout comme *Hemionitis* — dans les *Hemionitidaceæ*.

Jusqu'ici, *Coniogramme japonica* est la seule espèce du genre dont nous ayons pu obtenir les spores et les axes. Ce matériel provient du « Gabinete de Botanica. Instituto Superior de Agronomia. Universidade Technica de Lisboa, Portugal »¹.

Coniogramme japonica (Thunb.) Diels (cf. CHRISTENSEN, 1906) est aussi nommé : *Hemionitis japonica* Thunb., 1784 ; *Gymnogramma japonica* (Thunb.) Desv., 1811 (*Psilogramme* = *Gymnogramma*) ; *Dictyogramme japonica* (Thunb.) Fée, 1850-1852 ; *Notogramme japonica* (Thunb.) Presl, 1849. Cette espèce se rencontre au Japon et à Formose. Le genre comprend 20 espèces environ.

Les méthodes et les techniques retenues pour cette étude sont celles que nous avons employées précédemment (NICOLAS, 1976, 1979). A notre connaissance, aucune étude morpho-anatomique de ce taxon n'a été publiée jusqu'à présent.

1. Nous exprimons nos remerciements au Directeur de cet établissement qui a rendu possible cette étude.

LA PLANTULE

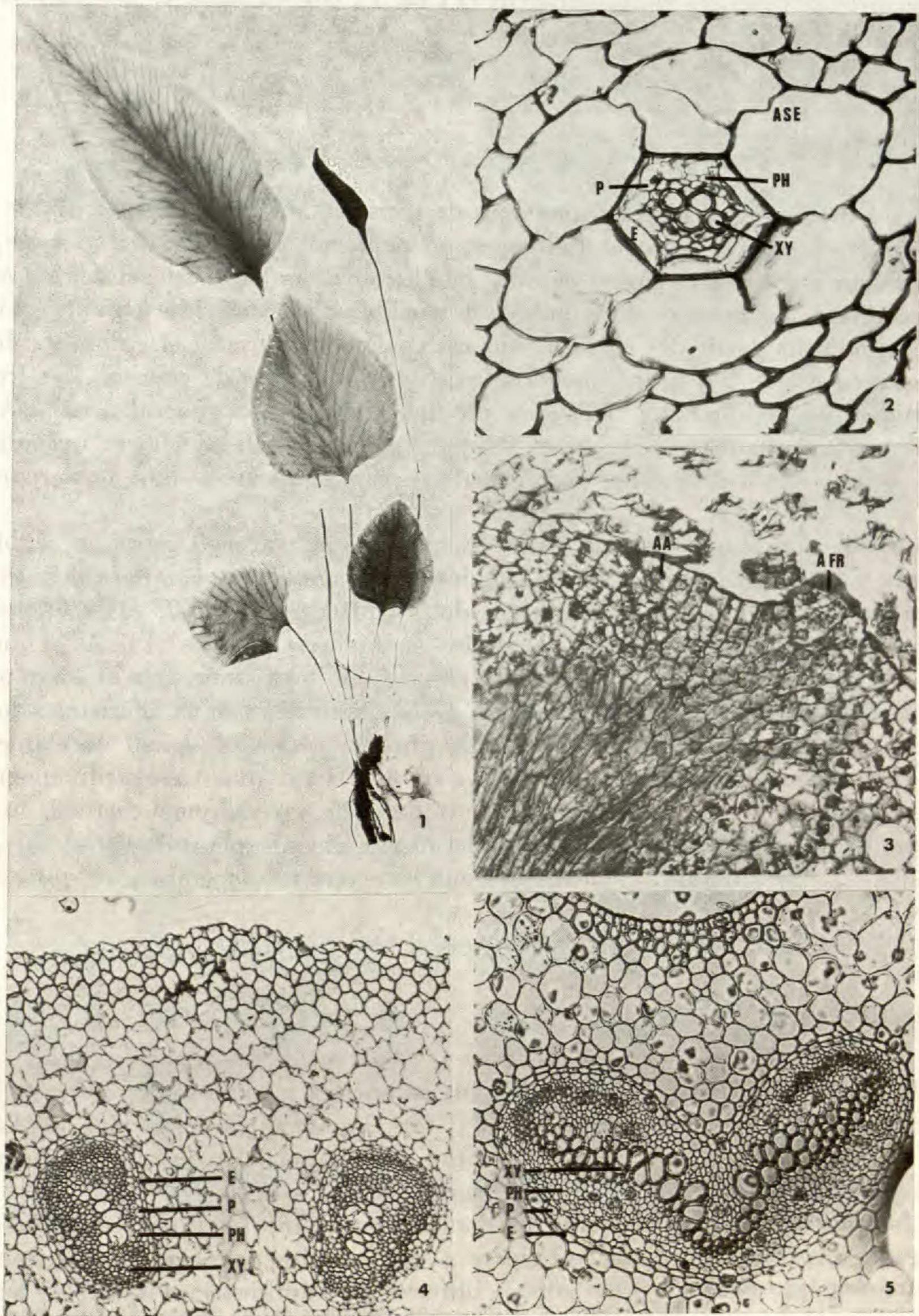
Chez la jeune plantule, le rhizome est d'abord dressé mais il se courbe très rapidement et devient rampant. Cet axe, surtout dans sa partie apicale, porte des écailles transparentes qui se rencontrent aussi à la base du pétiole. Dans son ensemble, la fronde peut être considérée comme glabre.

A chacune des premières frondes correspond une racine émise dans le prolongement du pétiole ; toutefois, des racines supplémentaires peuvent exister dès le premier entrenœud et très vite, au fur et à mesure que l'axe se développe, leur nombre croît. Elles sont situées en n'importe quel point de la surface du rhizome. Les frondes ont une insertion spiralée sur l'axe et l'indice phyllotaxique est généralement de $2/5$. Bien que notre propos ne soit pas d'étudier ici l'évolution de la morphologie du limbe (Pl. 1, 1), notons cependant que l'élongation du limbe, la structure pennée — et à plus forte raison la structure bipennée — ne se réalisent que très progressivement. Enfin, aucun bourgeon ni aucune ramification latérale ne sont visibles sur ces très jeunes axes.

ANATOMIE DE LA RACINE : La racine s'accroît grâce à une cellule apicale tétraédrique. La trace racinaire est simple (Pl. 1, 2). Le phloème décrit deux arcs de cercle de part et d'autre du xylème dont les deux pôles sont au contact du péricycle, uniassisial, composé au maximum de 12 cellules. Ces dernières sont deux fois plus nombreuses que les cellules à cadre de l'endoderme qui décrivent un hexagone. L'assise cellulaire sus-endodermique ne comprend que 6, quelquefois 12, cellules de grande taille.

ANATOMIE DE LA FRONDE : La cellule apicale, trifaciale cunéiforme, a son arête dièdre orientée perpendiculairement à l'axe longitudinal de rhizome (Pl. 1, 3). A son point d'émission, la trace foliaire est double (Pl. 1, 4). Dans chacune des méristèles foliaires, les cellules de xylème décrivent une bande sinueuse et étroite (Pl. 1, 4). L'ensemble est entouré par le phloème et le parenchyme phloémien. Le péricycle est uni- ou biassisial et l'endoderme de type « à cadre ». La jonction des deux méristèles foliaires (Pl. 1, 5) est classique et s'effectue au niveau des deux pôles de xylème les plus rapprochés. Les éléments de xylème des premières traces pennaires, régulièrement sinueux, sont semblables à ceux de la trace pétiolaire qui leur a donné naissance.

ANATOMIE DE L'AXE : Sa cellule apicale est tétraédrique (Pl. 1, 3). A la base du rhizome, la vascularisation est une protostèle (Pl. 2, 6) qui évolue très rapidement en siphonostèle, solénostèle (Pl. 2, 7) et plus tard en dictyostèle à deux méristèles. La première racine et, dans certains cas, la première fronde sont émises par la protostèle (Pl. 2, 6). En fait, l'émission de cette première trace foliaire entraîne, généralement, l'apparition de la siphonostèle. Nous avons indiqué que la trace foliaire est double mais il faut noter que les toutes premières frondes qui sont formées ont une trace simple qui comporte cependant deux masses distinctes de xylème. Nous pensons que cet état de fait est en relation avec les premiers types de structures de la stèle caulinaire. La trace racinaire est toujours émise par la région dorsale d'une méristèle, soit dans sa partie moyenne (Pl. 2, 8), soit sur ses marges



Pl. 1. — *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels : 1, morphologie d'une jeune plantule issue de spore $\times 1,2$; 2, anatomie de la racine en CT $\times 930$ (H. L.) ; 3, région apicale du rhizome en CL ; orientation de la cellule apicale de la fronde (AFR) par rapport à l'axe longitudinal de l'axe $\times 400$ (P.A.S.-F.G.) ; 4, pétiole en CT ; présence de deux méristèmes foliaires $\times 255$ (P.A.S.-F.G.) ; 5, pétiole en CT ; fusion des deux méristèmes foliaires $\times 260$ (C.V.M.).

si deux racines sont émises simultanément (Pl. 2, 7), comme c'est le cas chez *Hemionitis arifolia* (NICOLAS, 1983).

L'AXE ADULTE

Les axes dont nous disposons sont âgés de trois ans au plus et sont longs de 8-10 cm. Si l'on se réfère à certaines autres Filicinées, on peut dire que, chez cette espèce, la croissance du rhizome est relativement rapide. Le rhizome rampant est semblable à celui du jeune sporophyte. Le nombre de frondes est variable d'un individu à l'autre, et chez un même rhizome la longueur des entre-nœuds est également variable. Le nombre des racines par entre-nœud est de 2 à 8, indépendamment de la longueur de celui-ci. Les frondes ont une insertion spiralée sur l'axe et l'indice phyllotaxique est en général de 2/5. A ce stade de développement on observe des axes latéraux qui sont émis de façon irrégulière et en n'importe quel point du rhizome. Ces formations seront étudiées dans le paragraphe suivant.

Comme chez la jeune plantule issue de spore, l'axe s'accroît par une cellule apicale tétraédrique et les cellules apicales de fronde et de racine sont comparables. Par contre, la dictyostèle du rhizome est ici composée de 3-4 méristèles (Pl. 2, 8). L'émission de la trace foliaire est assurée par deux méristèles caulinaires voisines (Pl. 2, 8) mais, étant donnée l'insertion spiralée des frondes il en résulte que toute méristèle de l'axe peut intervenir dans l'initiation de la vascularisation de la feuille. Les deux méristèles foliaires ne sont pas émises en même temps (Pl. 2, 8). De plus, bien qu'elles soient décelables très tôt dans la vascularisation caulinaire, elles ne s'en détachent que très tardivement et elles peuvent cheminer plus ou moins longuement dans la parenchyme cortical du rhizome. L'anatomie de la racine est semblable à celle décrite chez la plantule ; toutefois, on constate qu'un très grand nombre d'entre-elles ont leur activité de croissance qui est inhibée, au moins passagèrement (Pl. 2, 9).

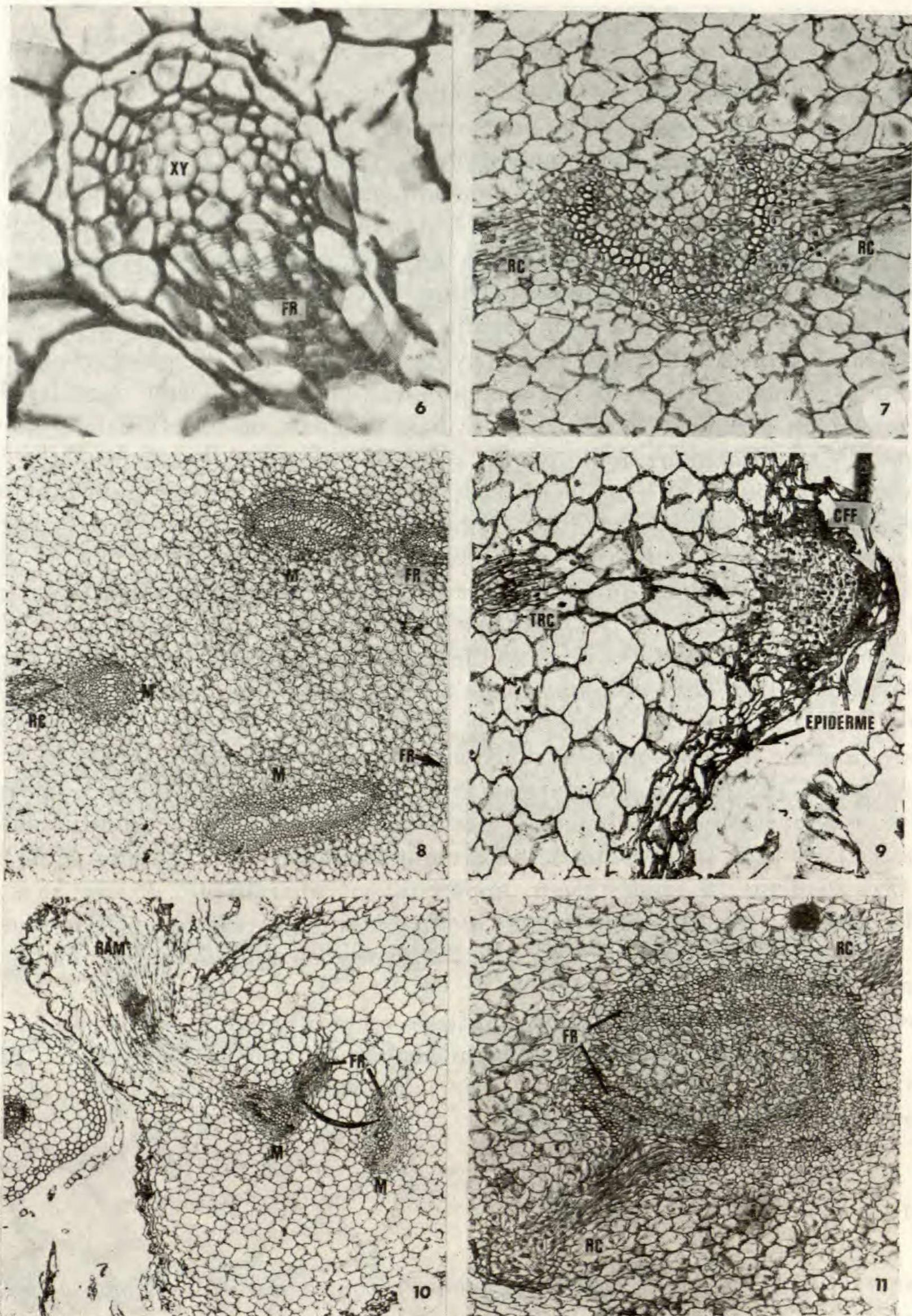
LA RAMIFICATION

La fréquence des ramifications ne semble soumise à aucune règle : suivant les échantillons, ces axes peuvent être très nombreux, rares, voire quelquefois absents. Cette ramification est, au début, un petit mamelon situé en n'importe quel point du rhizome, mais jamais à proximité immédiate de l'apex caulinaire.

Ces formations peuvent présenter de nombreuses racines — 6 ou 7 — alors qu'aucune fronde n'est encore émise. Nous anticiperons sur la suite de notre exposé en indiquant dès maintenant que nous n'avons jamais observé de ramifications latérales sur ces très jeunes axes.

L'anatomie de cette ramification doit nous permettre de connaître la véritable origine et la nature de cet élément.

Les cellules apicales des bourgeons (Pl. 3, 17) et celles des racines et des frondes sont conformes à ce que nous avons rapporté précédemment.



Pl. 2. — **Coniogramme japonica** (Thunb.) Diels : 6, axe de la plantule en CT ; émission de la première fronde (FR) dès le stade de la protostèle $\times 1055$ (P.A.S.-F.G.) ; 7, axe de plantule en CT ; solénostèle ouverte en « U » ; émission de deux racines en CL (RC) $\times 290$ (P.A.S.-F.G.) ; 8, anatomie du rhizome adulte en CT ; présence de 3 méristèmes caulinaires (M) et émission d'une racine en CT (RC) ; une méristème foliaire (FR) est visible ici $\times 90$ (P.A.S.-F.G.) ; 9, jeune racine très peu développée dont la coiffe (CFF), composée de plusieurs assises de cellules, est encore recouverte par l'épiderme ; absence de cellule apicale de racine ; trace racinaire (TRC) en CT $\times 230$ (H. L.) ; 10, rhizome adulte en CT ; deux méristèmes caulinaires (M) ; jeune ramification en CL (RAM) et trace foliaire en CT (FR) $\times 90$ (H.L.) ; 11, anatomie de la ramification en CT ; solénostèle en « U » ; émission de deux racines (RC) et d'une fronde (FR) $\times 235$ (P.A.S.-F.G.).

Considérons l'évolution de la vascularisation de cet axe de la région apicale vers la base. Le stade de la dictyostèle ne se rencontre que chez les rameaux suffisamment développés. En général, on observe une solénostèle ouverte (Pl. 2, 11) qui procède d'une solénostèle fermée (Pl. 3, 12). Dans la région médullaire de cette dernière apparaît alors une puis plusieurs cellules de xylème (Pl. 3, 13, 14), tandis que le xylème propre à la solénostèle se fragmente en deux masses opposées (Pl. 3, 14). Par la suite, ces deux groupes cellulaires ont tendance, d'une part à se réduire et d'autre part à venir se joindre aux cellules centrales de xylème (Pl. 3, 15). En même temps, on note la résorption du phloème interne (Pl. 3, 14) et plus tardivement du parenchyme phloémien et du phloème externe. Il en résulte donc la formation d'une bande médiane de cellules de xylème dont les deux pôles sont au contact du péricycle (Pl. 3, 16). A la base de l'axe, on observe alors une structure anatomique de type racinaire telle qu'elle a été décrite précédemment. Malgré tous nos soins, nous n'avons pu saisir le moment où le méristème apical passe d'un fonctionnement de « type racine » à celui de « type tige ». Mais nous avons pu observer des stades voisins qui nous permettent de reconstituer la chronologie des événements.

Nous avons déjà souligné que de nombreuses jeunes racines ont leur croissance passagèrement inhibée (Pl. 2, 9) ; la jeune racine provoque une protubérance sur le rhizome, les différentes couches cellulaires de la coiffe sont encore recouvertes par le tissu épidermique caulinaire. Déjà, chez de nombreuses racines, la cellule apicale n'est plus décelable (Pl. 2, 9). Dans d'autres cas, le méristème terminal s'est élargi et présente une apicale tétraédrique qui ne découpe plus de nouveaux segments de coiffe (Pl. 3, 17).

En allant de l'extrémité du bourgeon vers la base on assiste donc à la substitution d'une structure anatomique caulinaire — dictyostèle — par une structure diarche de racine.

Tous ces faits nous permettent de penser que les racines sont à l'origine de ces ramifications. Ceci explique la prolifération, apparemment anarchique, de ces axes qui est à l'image de celle des racines, comme nous l'avons indiqué précédemment. De plus, on constate que l'émission de la trace raméale (Pl. 2, 10) est, en tout point, semblable à celle de la trace racinaire (Pl. 2, 8).

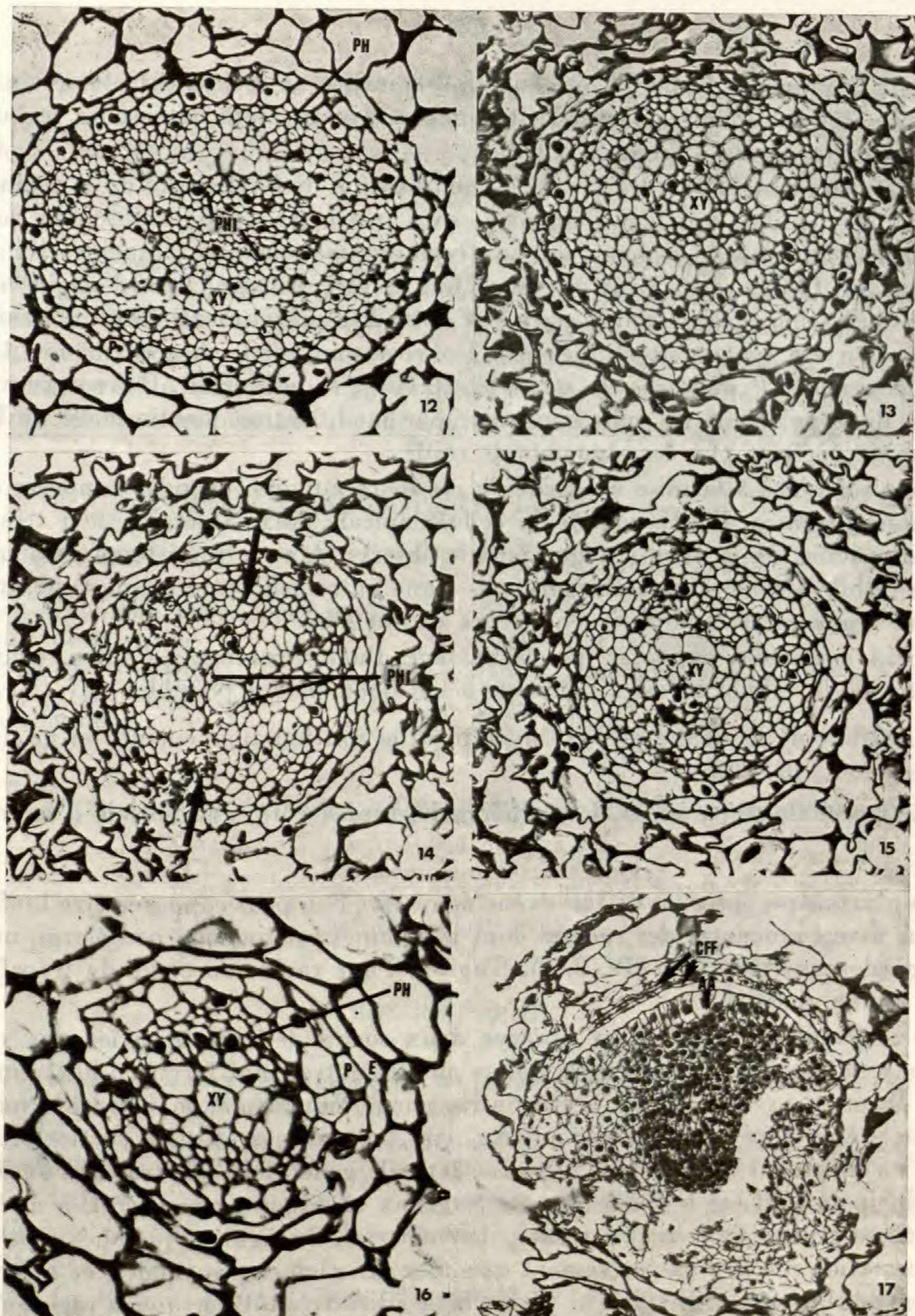
Dans la région basale du rameau, plusieurs racines peuvent se développer mais uniquement lorsque la vascularisation est devenue caulinaire (solénostèle fermée). La première fronde est émise plus tard, à un niveau où la solénostèle est, suivant le cas, encore fermée ou déjà ouverte en « U » (Pl. 2, 11).

DISCUSSION

L'axe caulinaire rampant de *Coniogramme japonica* porte des frondes en disposition spiralee — indice $2/5$ — alors que les racines et les rameaux ont une insertion quelconque sur l'axe.

Pour nous, les ramifications dérivent de racines dont le fonctionnement apical s'est modifié. Cette interprétation est attestée par leurs traits histo-anatomiques et par leur position quelconque.

La stèle raméale, à sa base, a une structure bilatérale de racine qui passe progressivement à une structure axiale caulinaire. Les premières racines du rameau sont émises seulement au niveau de la solénostèle fermée. Celle-ci s'ouvre en une solénostèle en « U » avec



Pl. 3. — *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels : 12 à 16, évolution de la vascularisation d'une ramification, en CT, vers une structure de type racinaire (H.L.) ; 12, solénostèle fermée ; phloème interne (PHI) $\times 550$; 13, apparition, dans la région centrale de la solénostèle, d'une cellule de xylème (XY) $\times 675$; 14, début de fragmentation de la solénostèle (flèches) ; le phloème interne (PHI) est toujours visible ; coupe située à $368 \mu\text{m}$ de la précédente $\times 690$; 15, résorption du phloème interne et formation d'une bande médiane de cellules de xylème ; coupe située à $192 \mu\text{m}$ de la précédente $\times 710$; 16, base de l'axe de ramification ; présence d'une structure racinaire typique ; coupe située à $832 \mu\text{m}$ de la précédente $\times 1140$. — 17, zone apicale d'une jeune ramification en CL ; la cellule apicale d'axe (AA) est déjà visible ; il subsiste encore la coiffe de la racine (CFF) dont deux assises cellulaires sont encore visibles (flèches) $\times 255$ (H.L.).

l'émission de la première fronde. Toutefois, la solénostèle en « U » peut être réalisée avant l'émission de la trace foliaire, particularité que nous avons déjà notée chez la bulbille de *Adiantum capillus-veneris* (NICOLAS, 1976).

POUR LACHMANN (1889), « les cas où la modification de l'extrémité de la racine en une tige portant des feuilles soit bien démontrée sont très rares ». Il faut toutefois remarquer que chez certaines espèces, le bourgeon se développe très près de la racine et inhibe son fonctionnement. Ce bourgeon peut être considéré, à tort, comme étant d'origine racinaire. Cette transformation, décrite par LACHMANN chez *Asplenium esculentum* (= *Anisogonium seramporense*) a été également étudiée par ROSTOWZEW (1890) chez ce même *Asplenium* et chez *Platycerium* (*P. alcicorne*, *P. stemaria*, *P. hillii*, *P. willinckii*). ROSTOWZEW explique le passage du type racine au type caulinaire par modification fonctionnelle de la cellule apicale qui ne découpe plus les segments de coiffe.

Faisant référence à la mise en garde de ces deux auteurs, on peut supposer que chez *Coniogramme japonica*, l'initiation de la cellule apicale d'axe latéral a lieu très près de l'apicale de racine. Mais nous n'avons jamais observé dans le méristème caulinaire — à côté de la cellule apicale d'axe tétraédrique — une autre cellule de même type, mêlée aux nombreuses apicales tétraédriques endogènes de racines.

On peut également supposer que le passage d'une structure à l'autre, considéré au seul niveau de la cellule apicale, s'effectue selon deux modes possibles :

— L'initiale de la racine persiste mais modifie son fonctionnement, en ne découpant plus de segments de coiffe.

— Cette cellule disparaît et il se différencie, tout à côté, une initiale d'essence caulinaire.

Nous n'avons pu observer de tels événements que l'on peut supposer être brefs. Cependant, nous avons rencontré des racines dont le sommet est quelque peu élargi, mais privé de son apicale caractéristique (Pl. 2, 9). S'agit-il d'une racine en cours de transformation ou d'une racine abortive ?

Chez *Asplenium*, ROSTOWZEW observe deux sortes de rameaux ; les uns se situent à l'extrémité d'une racine « principale » alors que les autres sont formés à l'extrémité d'une radicelle encore peu développée. Par contre, chez *Platycerium*, la « transformation des racines ne présente pas la diversité offerte par *Asplenium* » et « les sorties latérales de rameaux » s'effectuent « avant que la racine latérale génératrice ait traversé l'écorce de la racine principale ». Il est à noter que ces rameaux se situent, en général, à une distance plus ou moins grande de la racine principale émettrice. Soulignons que chez *Coniogramme*, la transformation n'a lieu exclusivement que chez des racines principales, ce qui rapproche d'avantage de *Asplenium*. De plus, ce phénomène a lieu très tôt, lorsque la racine commence à peine à percer l'épiderme du rhizome : la cellule apicale du rameau est alors visible alors que la coiffe de la racine-mère est encore facilement identifiable.

Mais, en aucun cas, on ne peut assimiler cette transformation à celles rapportées par BALLADE (1968) chez le Cresson et par BIGOT (1977) chez le Lis. Chez le Cresson, le bourgeon se forme sur un disque méristématique qui provient d'une dédifférenciation préalable des cellules les plus externes du méristème racinaire. Chez le Lis hybride cv. « enchantement », les ébauches racinaires encore incluses dans la région corticale de l'axe perdent

leur état méristématique. Par la suite, il y a activation des cellules du parenchyme cortical qui sont au contact du méristème racinaire et formation d'une ébauche gemmaire. La transformation de ces jeunes racines en axes nécessite donc une réorganisation de leurs potentialités.

Chez *Coniogramme*, l'induction d'une ramification intervient sans périodicité ni position fixes. Il en résulte que leur nombre est très variable et qu'on ne peut déterminer a priori quelles racines se transforment en axes. Par contre, nous n'avons jamais observé de bourgeons ni chez les très jeunes axes ni à proximité immédiate de l'apex caulinaire. Enfin, nous nous sommes assuré que la ramification n'est pas liée à une lésion des tissus ou à la formation d'un cal : elle est spontanée tout comme les bulbilles caulinaires et surtout les frondes transformées en axe de *Adiantum capillus-veneris* (NICOLAS, 1976).

ABRÉVIATIONS EMPLOYÉES POUR LES FIGURES

AA	Apicale d'axe	M	Méristèle caulinaire
AFR	Apicale de fronde	P	Péricycle
ASE	Assise cellulaire sus-endodermique	PH	Phloème
CFF	Coiffe de la racine	PHI	Phloème interne
CL	Coupe longitudinale	RAM	Ramification
CT	Coupe transversale	RC	Racine
E	Endoderme	TRC	Trace racinaire
FR	Fronde	XY	Xylème

Colorations

C.V.M.	Camino-vert de MIRANDE
H.L.	Glychémalum d'après LILLIE
P.A.S.-F.G.	Réaction PAS et coloration au fast-green
S.F.G.	Safranine, fast-green.

BIBLIOGRAPHIE

- BALLADE, P., 1968. — Caulogénèse apicale sur les jeunes racines axillaires du Cresson (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Bull. Soc. bot. Fr., Mém.* : 250-258, 6 pl.
- BIGOT, C., 1977. — Établissement et réorientation d'un territoire organogène. *Soc. bot. Fr., Coll. Multipl. végét.* : 135-147.
- BONNET, A. L. M. & NICOLAS, P., 1976. — Les différents modes de ramification du rhizome de l'*Adiantum capillus-veneris* L. (Adiantaceæ, Filicinée Leptosporangiée). *C. R. Acad. Sci., Paris* 283 : 623-625.
- CHRISTENSEN, C., 1906. — *Index Filicum*. Hagerup H. ed., Hafniae, 804 p.
- COPELAND, E. B., 1947. — *Genera Filicum*. The Ronald Press Company ed., New York, 262 p., 10 pl.
- CRABBE, J. A., JERMY, A. C. & MICKEL, J. T., 1975. — A new genetic sequence for the pteridophyte herbarium. *Fern Gazette* 11 (2 et 3) : 141-162.
- CUTTER, E. G., 1965. — Recent experimental studies of the shoot apex and shoot morphogenesis. *Bot. Rev.* 31 : 7-113.
- HOOKE, W. J., 1848/1970. — *Species Filicum*. Cramer J. ed. (reprint 1970), Lehre 5, 250 p., 70 pl.

- HOOKER, W. J. & BAKER, J. G., 1874. — *Synopsis Filicum*. Robert Hardwicke ed., London, 573 p., 9 pl.
- JENSEN, W. A., 1960. — *Botanical Histochemistry*. Freeman and Company ed., San Francisco, London, 408 p.
- JERMY, A. C., CRABBE, J. A. & THOMAS, B. A., 1973. — *The phylogeny and classification of the ferns*. Academic Press ed., London, 284 p., 32 pl.
- JOHANSEN, D. A., 1940. — *Plant Microtechnique*. Mc Graw-Hill ed., New York, London, 523 p.
- LACHMANN, J. P., 1889. — *Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères*. Thèse, Lyon, 189 p., 5 pl.
- MAHABALE, T. S., 1960. — Buds in some Indian ferns. *Proc. Summer School Bot.*, Darjeeling : 136-139.
- NICOLAS, P., 1976. — Contribution à l'étude morphologique et histologique de *Adiantum capillus-veneris* L. (Adiantaceæ), Filicinée Leptosporangiée. *Naturalia Monspeliensia*, ser. Bot. 26 : 129-180, 9 pl.
- NICOLAS, P., 1979. — A propos de la ramification de *Adiantum hispidulum* Sw. (Adiantaceæ, Filicinée Leptosporangiée). *Naturalia Monspeliensia*, ser. Bot. : 1-13, 2 pl.
- NICOLAS, P., 1983. — Contribution à l'étude du genre *Hemionitis* L. I. Morphologie et anatomie de *H. arifolia* (Burm.) Moore (Adiantaceæ). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 5, section B, *Adansonia*, n° 1 : 109-120.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G., 1977. — Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31 (2) : 313-512.
- ROSTOWZEW, S., 1890. — Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. I. Umbildung von Wurzeln in Sprosse. *Flora* 73 : 155-168.
- VERDOORN, F., 1938. — *Manual of Pteridology*. Martinus Nijhoff ed., La Hague, 660 p.